

云南马先蒿属植物的生物地理及物种多样性*

李文丽, 王 红**, 李德铎

(中国科学院昆明植物研究所生物地理学和生物多样性开放实验室, 云南 昆明 650204)

摘要: 马先蒿属 (*Pedicularis*) 是被子植物中最大的属之一, 在云南植物区系中占有重要地位。按照钟补求系统, 该属植物在云南有 151 种分属于 13 个群 72 个系。马先蒿属在云南的地理分布体现了下列特点: (1) 种类十分丰富, 占整个属总种数的 25%, 占中国的 42.6%。(2) 包括了该属全部花冠类型, 即无齿、有齿的原始类型各为 24 种、短管具喙的中间过渡类型 87 种, 较进化的长管类型 16 种。(3) 马先蒿属植物分布在云南的 11 个地理分布区域中, 但该属植物在康藏高原区最为丰富, 有 108 个种在本区有分布, 占云南种数的 71.5%; 横断山植物区和东喜马拉雅植物区是本属的现代分布中心和多样化中心。(4) 特有现象十分明显, 其中 8 个系、52 个种为云南特有, 横断山和东喜马拉雅的特有种最为丰富, 也是本属的特有中心。(5) 云南马先蒿植物与邻近的四川 (西南部) 和西藏 (东南部) 在区系上联系密切, 与缅甸和不丹有一定的联系。

关键词: 马先蒿属; 生物地理; 物种多样性; 云南

中图分类号: Q 948 文献标识码: A 文章编号: 0253-2700(2002)05-0583-08

Biogeography and Species Diversity of *Pedicularis*
(Scrophulariaceae) of Yunnan

LI Wen-Li, WANG Hong, Li De-Zhu

(Laboratory for Plant Biogeography and Biodiversity, Kunming Institute of Botany,
Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China)

Abstract: *Pedicularis* is one of the largest genera of the angiosperms and plays an important role in the flora of the province of Yunnan. Following Tsoong's system, there are 151 species in 72 series of 13 groups (as "grexes") now recognized within the genus in Yunnan. These represent 64.3% of the series and 100% of the groups of China, respectively. The floristic characteristics of *Pedicularis* in Yunnan may be summarized as follows: (1) The number of species is rich, constituting 25% of the world's total and 42.6% of the Chinese total. (2) All four corolla types are found within the province, 24 species have toothless corollas, 24 have toothed corollas, 87 species have short-tubed, beaked corollas, and 16 species have corollas of the long-tubed, beaked type. The intermediate form, i.e. the species with short-tubed and beaked corollas, is particularly diversified. Almost all major floral evolutionary stages of the genus can be

* 基金项目: 国家自然科学基金项目 (2000190) 和中国科学院创新工程西南基地项目资助

** 通讯联系人 E-mail: Wanghong@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2002-03-29, 2002-05-27 接受发表

作者简介: 李文丽 (1978-) 女, 硕士生, 主要从事植物系统与进化的研究。

traced in various parts of Yunnan. (3) Although the species of *Pedicularis* are distributed in all eleven floristic areas. They are most abundant in the Sikang-Tibetan subregion, which contains 71.5% of Yunnan's total number of species. It seems clear that the Hengduan Mountains and the East Himalaya Yunnan are the centers of modern distribution and are also the centers of diversification of this genus. (4) There are 8 series and 52 species endemic to Yunnan, which are mostly distributed in the Hengduan Mountains and the East Himalaya. (5) There are some 30 species of *Pedicularis* common to SE Tibet and Yunnan, and some 61 species common to SW Sichuan and Yunnan, implying close floristic relationships between them. The floristic links between the *Pedicularis* species of Yunnan and those of Burma and Bhutan are also relatively weak.

Key words: *Pedicularis*; Biogeography; Species diversity; Yunnan

马先蒿属 (*Pedicularis* Linn.) 由林奈 1753 年建立, 模式种为 *Pedicularis sylvatica* Linn. 该属植物为多年生或一(二)年生半寄生草本。叶常为披针形, 边缘羽状浅裂至深裂; 叶基生或茎生, 茎生叶常互生、对生或轮生, 有时呈假对生或假轮生状。花冠二唇形, 上唇头盔状, 下唇 3 裂、广展, 4 个内向的花药包藏在盔瓣中, 而雄蕊贯穿整个头盔长度, 柱头伸到头盔外; 头盔直伸、无齿或直伸、具二齿; 也可以延伸成长喙, 喙分为直伸和弯曲二类。马先蒿属约 600 种以上, 主要分布于北半球, 极少数超越赤道, 多数种类生长在寒带及高山 (Yang 等, 1998; Mill, 2001); 我国约有 352 种, 占该属全部种类的二分之一以上, 我国西南部是其分布中心。云南产 151 种, 大部分种类集中分布于滇西北高山地带, 且花冠类型变异和分化十分强烈, 包括了从原始到进化的全部花冠类型 (王红和李德铎, 1999; 王红, 2002)。作为北温带分布的大属, 马先蒿属在云南也经历了一系列的地史事件和由此造成的生态环境的分化, 并且在云南植物区系中起到重要的作用。本文以《云南植物志》马先蒿属的编研工作为基础, 试图对云南马先蒿植物的地理分布和区系特征进行初步的总结和分析, 以期为该属植物的生物地理学研究和生物多样性保护提供基础资料。

1 云南马先蒿属的花冠类型和叶序类型

前人对马先蒿属作过较多的研究, 比较重要的系统有: Steven (1823), Bentham (1841、1846、1847), Maximowicz (1888), Prain (1890), Bonati (1910、1918), Limpricht (1924), Hurusawa (1947, 1948, 1949)。Maximowicz 的系统影响较大, 他将马先蒿属的花冠归纳为 4 种基本类形: 1) 头盔无齿、无喙、短管型; 2) 头盔具二齿型, 无喙、短管型; 3) 无齿, 具或长或短的喙, 短管型; 和 4) 无齿, 具或长或短的喙, 长管型。他之后的系统均在一定程度上受到了这种花冠类型划分的影响。李惠林 (1948, 1949) 特别对花冠类型的进化意义及其与传粉昆虫的选择压力的关系进行了探讨, 他认为前两种花冠类型较原始, 而短管具喙型是介于无喙与长管具喙型的中间阶段, 长管具喙型是最为进化的一种花冠式。李惠林 (1951) 和 Sprague (1962a) 进一步提出长管具喙型花冠是对蛾类传粉适应选择的结果。李惠林的系统与前人很大的不同是强调了叶序在属下次级区分系统中的意义。他将整个属分成 3 个“群”(“greges”)[(Ree, 2001) 处理成亚属等级], 即环生叶亚属 (*Cyclophyllum*)、异叶亚属 (*Allophyllum*) 和变叶亚属 (*Poecilophyllum*)。

钟补求 (1955; 1956; 1963) 的系统是我国学者提出的在国际上最有影响的属级植物分类系统之一。他认为自 Maximowicz 以后的系统都是依据花冠和叶序的形态组合而建立

的，他与李惠林均认为仅根据花冠类型而建立的系统有很大的人为性，但他又同意完全依据叶序来建立一个属下次级区分系统。钟补求认为马先蒿属的原始类型是由“两种基本花冠式”（即“capitata”和“flammea”）衍生而来。不过，钟氏系统并没有将马先蒿属根据这“两种基本花冠式”来划分成 2 个亚属或组，因为他认为该属花冠的多样化和叶序的分化是两种祖型杂交和融合演化的结果。钟补求系统的贡献在于既不过分强调花冠类型，也不过分强调叶序。他根据叶序、花序、花冠管和盔部等特征为基本框架，将马先蒿分为 13 群、138 系，其中我国有 13 群 112 系。

按照 4 种基本花冠类型划分，短管具喙型这一中间过渡类型的花冠式的种数占云南马先蒿总种数的比例较高，达 58%；其次为无齿的原始类型和具齿的类型的种，各占 16%，而进化的长管具喙型占 10%（表 1）。这表明不同花冠类型的种类在云南正处于不同的种系分化阶段，但中间类型的种占明显优势。

表 1 云南马先蒿属的花冠类型
Table 1 The corolla types of *Pedicularis* in Yunnan

Corolla type	Toothless, beakless, and stort-tubed	Toothed, beakless, and short-tubed	Toothless, beaked, and short-tubed	Toothless, beaked, and long-tubed
No. of spp.	24	24	87	16
Percentage of Yunnan 's total	16	16	58	10

在马先蒿属的进化过程中，叶的变化较花冠稳定。根据钟补求（1965）系统，就叶序而言，互生叶的类群被认为较对生叶和轮生叶进化（钟补求，1965）。最近的分子系统学研究（Ree，2001）也在一定程度上支持了这一结论。云南马先蒿互生叶序所占比例较高，为 56.7%，对生叶和轮生叶所占比例分别为 13.3% 和 21.3%；对生或互生以及对生或轮生所占比例分别为 2.7%和 6%（表 2）。结合花冠的演化趋势，可以认为在云南该属植物中较进化的种类所占的比例较高。

表 2 云南马先蒿的叶序类型
Table 2 The phyllotaxy types of *Pedicularis* in Yunnan

Phyllotaxy types	Spiral	Opposite	Whorled	Opposite or spiral	Opposite or whorled
No. of spp.	86	20	32	4	9
Percentage of Yunnan 's total	56.7	13.3	21.3	2.7	6

2 云南马先蒿属植物群、系和种的分布

在马先蒿属内，从 Prain（1890）开始至今，系这一等级均得到广泛应用。李惠林（1955）和 Yamazaki（1988）曾用过亚属和组这两个等级。钟补求（1955，1956，1963）系统中，采用了在“法规”中没有明确地位的群（Grexx）和亚群（Subgrexx）作为属与系之间的分类等级，这些群和亚群在发表时也缺乏拉丁描述，属于不合格发表（王红和李德铎，1999；Mill，2001）。虽然群和亚群存在命名上的问题，然而钟补求系统提供了整个属的系统框架（Wang 等，2002）。我们使用群（Group）代表钟补求的系统的群（Grexx），为进一步说明云南马先蒿植物的分布情况，现按钟补求（1963）系统从群（Groups）系（Series）种（Species）分述如下。

2.1 群的分布

马先蒿属共分为 13 个群,我国都有分布,其中多裂叶群 (*Polyschistophyllum* Group) 为本属最小的一群,是中国特有群,分布于四川西部和云南西北部。云南有本属的 13 个群,主要分布于滇西北、滇中、滇东北,延伸至东喜马拉雅地区。

2.2 系的分布

马先蒿属植物有 136 个系,我国有 112 个系,云南有 72 个系,其中 8 个系即显盔系 (Ser. Galeatae) 粗毛系 (Ser. Hirtellae) 孱弱系 (Ser. Infirmiae) 柳叶系 (Ser. Salicifoliae) 丰管系 (Ser. Amplitubae) 翘喙系 (Ser. Meteororhynchae) 疏裂系 (Ser. Remotilobae) 长喙系 (Ser. Macrorhynchae) 为云南特有,其中除丰管系分布到滇西南外,有 7 个系分布在云南西北部。

2.3 种的分布

马先蒿属植物约 600 种,我国有 352 种,云南有 150 种,占整个属种数的 42.6%, 占中国种数的 25%。按吴征镒 (1991) 中国种子植物属的分布区型划分,可分为两大主要分布类型: I. 东亚分布区型,均为中国 - 喜马拉雅分布区亚型,共有 44 种,主要分布在滇西北。II. 中国特有分布,共有 105 种,又可分为: (1) 云南特有种,有 52 种,主要分布在滇西北的大理、鹤庆、丽江、中甸、德钦、贡山等地,但有 4 个种分布在滇东北,1 个种分布在滇南和滇西南; (2) 中国 - 西南分布种,有 52 种,主要分布在滇西北、西藏、四川和贵州。

3 云南马先蒿属的分布中心和分化中心

根据吴征镒教授 (1984) 《云南种子植物名录 (上册)》所附“云南省植物分区图”,云南共分为 11 个植物区系区。现从种级水平对云南马先蒿属植物加以统计分析如下 (表 3)。

由表 3 可以看出,马先蒿属植物在云南的 11 个区均有分布,但在康藏高原区种类最为丰富,有 107 个种在本区有分布,占云南种数的 71.3%。其次是与之相邻的金沙江区,有 63 种,占 42%,再次为滇西峡谷区和东喜马拉雅区,分别有 49 种 (占全省总数的 38.7%) 和 34 种 (占 22.7%)。这 4 个区均处于东亚植物区中国喜马拉雅亚区的横断山植物地区和东喜马拉雅植物地区。马先蒿属在滇缅老越边境区和滇越边境区种类最少,分别仅有 2 种和 1 种。这 2 个区实际上属于古热带植物区,充分表明了本属的北温带性质。此外,属于中国 - 日本植物亚区的大小凉山区种类也很少,仅有 3 种,表明本属强烈的中国 - 喜马拉雅区系性质。而同为中国 - 喜马拉雅亚区的云南高原区种类相对较多,有 25 种,占云南种数的 16.7%。横断山区 (含吴先生在东亚植物分区中的横断山植物地区和东喜马拉雅植物地区) 是中国种子植物的新特有中心 - 横断山区的核心位置 (应俊生和张志松, 1984; 应俊生, 2001), 是诸多北温带分布类型的种子植物属的分布和分化中心 (李锡文和李捷, 1993), 如杜鹃属 (闵天禄和方瑞征, 1979) 报春花属 (胡启明, 1999) 獐牙菜属 (何廷农等, 1999) 绿绒蒿属 (庄璇, 1981) 和天南星属 (李恒, 1980b) 等等。其中康藏高原区是云南马先蒿属植物分布最为集中的区,也是分化最为强烈的区,拥有 4 种不同花冠类型的种类和不同叶序的类群,表明本区的马先蒿属物种正处于不同的种系分化阶段,无疑是该属植物在云南的分布中心和分化中心。

4 特有种分析

如前所述,马先蒿属的中国特有种有 105 种,分别占我国马先蒿属种数的 29.83% 和

表 3 云南马先蒿植物种的分区

Table 3 The distribution of <i>Pedicularis</i> species in relation to floristic areas in Yunnan											
Floristic divisions of Yunnan *	Number of species	Percentage of Yunnan's total **	Corolla types				Phyllotaxy types				
			Toothless		Toothed		spiral	opposite	whorled	opposite or spiral	opposite or whorled
			short-tubed	short-tubed	and beaked	long-tubed and beaked					
I	25	16.7	2	6	15	2	8	3	11	1	2
II	63	42	8	15	36	4	36	7	17	0	3
III	49	38.7	6	10	30	3	26	7	13	0	3
IV	34	22.7	10	6	17	1	14	5	9	2	4
V	11	7.3	1	3	7	0	6	1	4	0	0
VI	2	1.3	0	0	1	1	2	0	0	0	0
VII	1	0.7	0	1	0	0	0	1	0	0	0
VIII	8	5.3	2	1	5	0	4	3	1	0	0
IX	7	4.7	0	0	7	0	5	1	1	0	0
X	3	2	0	1	2	0	1	0	1	0	1
XI	107	71.3	17	19	60	11	59	20	19	3	6

* 云南马先蒿植物分区：I. 云南高原区，II. 金沙江区，III. 滇西峡谷区，IV. 东喜马拉雅区，V. 澜沧、红河中游区，VI. 滇缅老越边境区，VII. 滇越边境区，VIII. 滇东南区，IX. 滇东区，X. 大小凉山，XI. 康藏高原区

* Floristic divisions of Yunnan：I. Yunnan Plateau；II. Upper Yangtze；III. Western Yunnan Valley；IV. Eastern Himalayas；V. Middle Mekong-Middle Red River Reaches；VI. Yunnan-Burma-Laos-Vietnam Borders；VIII. SE Yunnan；IX. E Yunnan；X. Great and Minor Liang Shan (Mts.)；XI. Sikang-Tibetan Plateau

** 百分数的总和大于 100% The summation is larger than 100% as one species may occur in more than one area.

云南马先蒿属种数的 69.5%。本文重点讨论云南特有种的分布（统计数据见表 4，5）。从表 4、5 可以看出，云南特有种有 52 种，占云南马先蒿属植物的 34.4%，占中国马先蒿属植物的 14.8%。在云南的特有种中，康藏高原区有 31 种，占 59.6%，其次分别是滇西峡谷区（17/32.7%，种数/占云南特有种总数的百分率，下同）、金沙江区（15/28.8%）和东喜马拉雅区（14/26.9%）。这与马先蒿属植物在云南的分布中心和分化中心是完全一致的。康藏高原区的特有种大多分布在海拔 3 000 ~ 4 800 m，伴生着秃杉（*Taiwania flousiana*）、箭竹（*Fargesia acutiontracta*）、多枝杜鹃（*Rhododendron polycladum*）等植物的高山草甸寒冷地带或流石滩；在东喜马拉雅区、云南高原区、金沙江区和滇西峡谷区，有的种类分布在海拔 3 000 m 以下的山坡草地或松林地中，在滇缅老越边境区，龙陵马先蒿（*P. lunglingensis*）是海拔分布（1 200 ~ 1 500 m）最低的种。在种类最为丰富的康藏高原区，从花冠类型来看，存在较为原始的类型，如无齿型的显盔马先蒿（*P. galeata*）、阿洛马先蒿（*P. aloensis*）和柳叶马先蒿（*P. salicifolia*），有齿型的粗毛马先蒿（*P. hirtella*）、卡里马先蒿（*P. kariensis*）、贡山马先蒿（*P. gongshanensis*）和绒毛马先蒿（*P. tomentosa*）；短管具喙的中间过渡类型占绝大多数；较进化的长管具喙型较少如帚状马先蒿（*P. fastigiata*）。

表 4 马先蒿云南特有种在植物区系区的分布

Table 4 The distribution of <i>Pedicularis</i> species endemic to Yunnan											
Floristic divisions of Yunnan	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
species	5	15	17	14	2	2	0	0	1	0	31
Percentage of total no. of species endemic to Yunnan	9.6	28.8	32.7	26.9	3.8	3.8	0	0	1.9	0	59.6

* 云南马先蒿植物分区：同表 3 Floristic divisions of Yunnan：as in Table 3.

表 5 云南马先蒿植物特有种及其分布

Table 5 A list of species of *Pedicularis* endemic to Yunnan

种名	系	海拔	分布	生境
Species	Series	Altitude/m	Floristic divisions	Habitat
显盔马先蒿 <i>Pedicularis galeata</i>	Galeatae	3500 ~ 4400	IV , XI	高山草地
长茎马先蒿 <i>P. longicaulis</i>	Lachnoglossae	1900 ~ 2800	I , II , III , IV , V , XI	山坡草地
粗毛马先蒿 <i>P. hirtella</i>	Hirtellae	2800 ~ 3600	II , III , XI	草坡灌丛
阿洛马先蒿 <i>P. aloensis</i>	Aloenses	3000 ~ 4000	XI	高山箭竹林
鹰嘴马先蒿 <i>P. aquiline</i>	Axillares	3200	IV	沟边
孱弱马先蒿 <i>P. infirma</i>	Infirmae	3000	IV	高山开阔地或多沙地方
龙陵马先蒿 <i>P. lunglingensis</i>	Carnosae	1200 ~ 1500	VI	草坡
滇东马先蒿 <i>P. koueytchensis</i>	Carnosae	2600	I	低山草坡
细波齿马先蒿 <i>P. crenularis</i>	Carnosae	2800 ~ 3000	III	高山草甸
卡里马先蒿 <i>P. kariensis</i>	Polyphyllatae	2100 ~ 2700	XI	多石草坡
松林马先蒿 <i>P. pinetorum</i>	Polyphyllatae	2500 ~ 2800	II , XI	高山松林
洱海马先蒿 <i>P. stadlmanniana</i>	Polyphyllatae	2500 ~ 3000	III	松林下、草坡中
大理马先蒿 <i>P. taliensis</i>	Furfurae	2750 ~ 3350	III	松林边缘草地
柳叶马先蒿 <i>P. salicifolia</i>	Salicifoliae	900 ~ 3500	II , III , XI	空旷多石林缘
梅氏马先蒿 <i>P. mairei</i>	Rigidae	2500 ~ 2600	I	山坡
暗昧马先蒿 <i>P. obscura</i>	Abrotanifoliae	3800 ~ 4480	II	高山草地
德钦马先蒿 <i>P. deqinensis</i>	Myriophyllae	3400 ~ 3900	XI	栎树林间、溪间
假头花马先蒿 <i>P. pseudocephalantha</i>	Strobilaceae	3000 ~ 3800	IV , XI	高山草地
细瘦马先蒿 <i>P. gracilicaulis</i>	Strobilaceae	3000 ~ 3300	IV , XI	高山草地
重头马先蒿 <i>P. dichrocephala</i>	Strobilaceae	3350 ~ 3450	II , III , XI	高山草地
兰坪马先蒿 <i>P. lanpingensis</i>	Strobilaceae	3800	III	高山草甸
少花马先蒿 <i>P. oligantha</i>	Oliganthae	3000	III	高山草甸
大山马先蒿 <i>P. tachanensis</i>	Oliganthae	2200 ~ 3900	I , IX	沼泽地
大海马先蒿 <i>P. tahaiensis</i>	Oliganthae	3200	I	高山草地
丰管马先蒿 <i>P. amplituba</i>	Amplitubae	3500	V	多岩山坡
环喙马先蒿 <i>P. cyclorhycha</i>	Rhinanthoides	3400 ~ 3500	II , XI	潮湿草甸、山坡
维西马先蒿 <i>P. weixiensis</i>	Pectinatiformes	3600	XI	高山草甸
绒毛马先蒿 <i>P. tomentosa</i>	Lyratae	3400 ~ 4300	XI	杜鹃灌丛中
蔡氏马先蒿 <i>P. tsaii</i>	Brevifoliae	4000 ~ 4250	IV , XI	山顶草坡
沙坝马先蒿 <i>P. maxonii</i>	Debiles	3000	II	高山草甸
元宝草马先蒿 <i>P. lamioides</i>	Debiles	3400 ~ 4150	II , IV , XI	高山草甸、林缘、杜鹃灌丛中
颤喙马先蒿 <i>P. tantalarhyncha</i>	Tantalarhynchae	3050 ~ 4000	III	山谷
翘喙马先蒿 <i>P. meteororhyncha</i>	Meteororhynchae	4150	II , III	高山草甸
疏裂马先蒿 <i>P. remotiloba</i>	Remotilobae	3800 ~ 4200	IV , XI	高山草坡
阿墩子马先蒿 <i>P. atuntsiensis</i>	Sikkimenses	4200 ~ 4500	XI	高山草甸
贡山马先蒿 <i>P. gongshanensis</i>	Cernuae	3700	IV	山坡灌丛草地
季川马先蒿 <i>P. yui</i>	Asplenifoliae	4100	IV , XI	高山草甸
伞花马先蒿 <i>P. umbelliformis</i>	Paucifoliatae	3440	XI	草坡
兜唇马先蒿 <i>P. forrestiana</i>	Paucifoliatae	3300 ~ 4000	II , XI	高山草甸、开阔地
云南马先蒿 <i>P. yunnanensis</i>	Paucifoliatae	3050 ~ 4000	III , IV , XI	高山草地
小花马先蒿 <i>P. micrantha</i>	Paucifoliatae	3100	IV , XI	高山杜鹃灌木林缘
独龙马先蒿 <i>P. dulongensis</i>	Pseudomacranthae	3500 ~ 3600	IV	高山草坡
哈巴山马先蒿 <i>P. habachanensis</i>	Pseudo-oederianae	4600	II , XI	高山草甸岩石边
勒公氏马先蒿 <i>P. lecomtei</i>	Filiculae	3500	III	草坡
拟蕨马先蒿 <i>P. filicula</i>	Filiculae	2800 ~ 4800	II , XI	山坡草地灌丛
苍山马先蒿 <i>P. tsangchanensis</i>	Filiculae	4000	III	高山草地
长喙马先蒿 <i>P. macrorhyncha</i>	Macrorhynchae	3400 ~ 4260	II , III , XI	高山草甸
显著马先蒿 <i>P. insignis</i>	Macranthae	4200 ~ 4700	XI	高山草地
帚状马先蒿 <i>P. fastigiata</i>	Longiflorae	3200 ~ 3950	XI	高山草地、山谷冲积沙地、杜鹃灌丛中
狭管马先蒿 <i>P. tenuituba</i>	Longiflorae	3200	III , VI , XI	高山草坡
之形喙马先蒿 <i>P. sigmoidea</i>	Longiflorae	3000 ~ 4200	II , III , XI	高山草地、山顶荒地
中甸马先蒿 <i>P. zhongdianensis</i>	Megalanthae	3300	XI	云南松林下

狭管马先蒿 (*P. tenuituba*) 之形喙马先蒿 (*P. sigmoide*) 和中甸马先蒿 (*P. zhongdianensis*)。在特有种分布和分化较为集中的横断山和东喜马拉雅植物区 (XI, III, II, IV 区), 其中有的种如独龙马先蒿 (*P. dulongensis*) 花冠外部被多细胞的锈色绒毛; 红毛马先蒿 (*P. rhodotricha*) 头盔具浓密的红色长毛, 这些花冠形态较为特殊的变化可能是由于地理上的相对隔离, 物种为了适应新的环境而产生分化 (王红和李德铎, 1999), 它们可能是本地区相对较为年轻的类群。这些地区具有本属全部的花冠类型和叶序类型, 马先蒿属物种的多样化在很大程度上与传粉昆虫的选择压力密切相关; 由于特殊的地质地貌, 保留了原始的种类, 同时, 喜马拉雅造山运动造成一些种类繁殖生物学的隔离, 使新生物种得以产生和发展, 特有种中新老兼备, 原始与进化并存, 而绝大部分种类处于中间过渡分化之中。

5 云南马先蒿属植物与邻近地区的关系

5.1 与国内邻近省 (自治区) 共有种比较

在云南马先蒿属的 151 种植物中, 与西藏共有 30 种, 占云南种数的 19.9%; 与四川共有 61 种, 占云南总种数的 40.4%; 与贵州共有 3 种, 占云南总种数的 2%, 与广西共有 1 种, 占云南总种数的 0.6%。由此可见, 云南马先蒿属与四川的共有种最多, 其中四川西南部的种类关系最密切; 与西藏共有种数次之, 与贵州和广西的种类联系明显较弱。四川西南部、西藏东南部和云南西北部共同组成的东喜马拉雅—横断山区无疑是本属的分布中心和分化中心 (或称多样化中心), 也是众多北温带分布区型的属的多样化中心 (应俊生等, 1984; 应俊生, 2001), 在该属演化和发生的研究上可能也具有重要意义, 但更进一步的工作还有赖于一定的化石证据的发掘和更多的分子系统发育研究的开展。

5.2 与国外邻近地区共有种比较

云南马先蒿属植物与尼泊尔、不丹、锡金、缅甸等国有一定联系 (表 6), 但均比较微弱。这表明云南马先蒿以东喜马拉雅成分为主。

表 6 云南马先蒿植物与国外邻近地区共有种比较

	Nepal	Bhutan	Sikkim	Myanmar
No. of common species	7	9	7	9
Percentage of Yunnan 's total	4.6	6	4.6	6

Table 6 Common species *Pedicularis* of Yunnan with other neighboring countries

[参 考 文 献]

吴征镒主编, 1983. 云南种子植物名录 (上册) [M]. 昆明: 云南科技出版社, 438—447

何廷农, 薛春迎, 王伟, 1999. 獐牙菜属的起源、散布和分布区形成. 见: 路安民主编, 种子植物科属地理 [M]. 北京: 科学出版社

胡启明, 1999. 报春花科植物的地理分布. 见: 路安民主编, 种子植物科属地理 [M]. 北京: 科学出版社

钟补求, 1963. 中国植物志, 马先蒿属 [M]. 北京: 科学出版社

Bentham G, 1846. *Pedicularis* L. In : de , Candolle A. Prodrromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis [M]. Vol. 10, 560—582

Bonati G, 1910. Contribution à l ' étude du genre *Pedicularis* [J]. *Mém Bot Soc France* , 18 : 1—35

- Bonati G, 1918. Le genre *Pedicularis* L. morphologie, classification, distribution géographique, évolution et hybridation [M]. Nancy: Berger-Levrault
- Chuang H (庄璇). The systematic evolution and the geographical distribution of *Meconopsis* vig. [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 3 (2): 125—137
- Hurusawa I, 1947. Genus *Pedicularis* Linnaeus (1) [J]. *J Jap Bot*, 21: 159—166
- Hurusawa I, 1948a. Genus *Pedicularis* Linnaeus (2) [J]. *J Jap Bot*, 22: 11—16
- Hurusawa I, 1948c. Genus *Pedicularis* Linnaeus (4) [J]. *J Jap Bot*, 22: 125—128
- Li H, 1980b. Himalayas-Hengduan Mountains the center of distribution and differentiation of the genus *Arisaema* -to discuss the problems about the origin and migration of this genus [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 2 (4): 402—416
- Li HL, 1948. A revision of the genus *Pedicularis* in China [J]. Part I. *Proc Acad Nat Sci Philadelphia*, 100: 205—378
- Li HL, 1949. A revision of the genus *Pedicularis* in China [J]. Part II. *Proc Acad Nat Sci Philadelphia*, 101: 1—214
- Li HL, 1951. Evolution in the flowers of *Pedicularis* [J]. *Evolution*, 5: 158—164
- Limpricht W, 1924. Studien über die gattung *Pedicularis* [J]. *Repert Spec Nov Regni Veg*, 20: 161—265
- Li XW (李锡文), Li J (李捷), 1992. A preliminary Floristic study on the seed plants from the region of Hengduan Mountain [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 15 (3): 217—231
- Maximowicz CJ, 1888. Diagnoses des plantes nouvelles asiatiques [J]. VII. *Bull Acad Impériale Sci St-Petersbourg*, 32: cols. 477—629. (*Pedicularis*, cols. 516—620)
- Mill RR, 2001. Notes relating to the flora of Bhutan: XLIII. Scrophulariaceae (*Pedicularis*) [J]. *Edinb J Bot*, 58: 57—98
- Ming TL (闵天禄), Fang RC (方瑞征), 1979. Studies on origin and geographic distribution of *Rhododendron* L. [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 1 (2): 17—18
- Prain D, 1890. The species of *Pedicularis* of the Indian Empire [J]. *Ann Bot Gard Calcutta*, 3: 1—196, t. 1—37
- Ree RH, 2001. Homoplasy and the phylogeny of *Pedicularis* [D]. Doctor Thesis, Harvard University, Cambridge, MA
- Sprague EF, 1962a. Parasitism in *Pedicularis* [J]. *Madroño*, 16: 192—200
- Steven C, 1823. Monographia *Pedicularis* [J]. *Mém Soc Imp Nat Moscou*. 6 (1): 1—60, 17
- Tsoong PC (钟补求), 1955. A new system for the genus *Pedicularis* [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 4: 71—147
- Tsoong PC (钟补求), 1956a. A new system for the genus *Pedicularis* [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 5: 19—74
- Tsoong PC (钟补求), 1956b. A new system for the genus *Pedicularis* [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 5: 205—278
- Tsoong PC (钟补求), Chang KT (张金谔), 1965. Palynological study of *Pedicularis* and its relation with the taxonomic systems of the genus I, II [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 10: 257—281, 357—374
- Wang H (王红), Li DZ (李德铎), 1999. The species diversity and phytogeography of *Pedicularis* (Scrophulariaceae) in Gaoligong Mountains, NW Yunnan [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), Suppl. XI: 35—43
- Wang H, Mill RR, Blackmore S, 2002. Pollen morphology and infra-generic evolutionary relationships in some Chinese species of *Pedicularis* (Scrophulariaceae). *Plant Systematics and Evolution*. (Accepted for publication)
- Wu ZY (吴征镒), 1991. The areal-types of Chinese genera of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), Suppl. IV: 1—139
- Wu ZY, Zhang AL, Wu SG, 1996. Floristic characteristics and diversity of East Asian plants [M]. Beijing: China Higher Education Press; Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Springer-Verlag.
- Yang HB, Holmgren NH, Mill RR, 1998. *Pedicularis*. In: Wu ZY, Peter H. Raven eds. *Flora of China* [M]. vol. 18, St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, Beijing: Science Press, 97—209
- Yang HB (杨汉碧), 1982. On the origin and evolution of the genus *Pedicularis* L. in Xizang [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 20 (1): 23—32
- Ying JS (应俊生), Zhang ZS (张志松), 1984. Endemism in the flora of China-Studies on the endemic genera [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 22 (4): 259—268
- Ying JS (应俊生), 2001. Species diversity and distribution pattern of seed plants in China [J]. *Biodiversity Science* (生物多样性), 9 (4): 393—398